# LA CONSTRUCTION DU THALLE DE GRACILARIA VERRUCOSA (RHODOPHYCEAE, GIGARTINALES) : ÉDIFICATION DE LA FRONDE; ESSAI D'INTERPRÉTATION PHYLOGENÉTIQUE

### Robert KLING et Marcel BODARD\*

RESUME. – U-bification de la fronde de Concluirae verrieroso (Huds.) Papenfusis es asanté par le fonctionnement d'une cellule apicale singuistice de forme térmédique. Cette cellule A.1, as esgenesse obliguement sur tes trois faces verticales et engendre, selon un trajer bificomés ensenses d'andre polybolaxique 113, rotos cellules asuas activales SA.1. La division transversale de ces sous apicales, donne naissance à une cellule distale ou intriale apicale secondaire. Al et a une cellule provimale AAT (qui cui constitute un d'élément du filament axial (= cladomes prenaize), tas intribies A.II engendient des filaments secondaires cours ( = cladomes secondaires) qui supporteure pacelliement des filaments testimes puis quaternaires (= cladomes tertiaires, quaternaires) cours. Les cladomes à croisance limitée sunt d'élipiés comme nitrocaledames. Ils sont nu, puisque dépoursus de plandfils. Les cellules les plus distales de ces cladomes constituent le cortes assimilateur, les cellules les plus proximales – cellules axiales - forment la med'ula.

De par sa structure, Gracilaria verrucosa appartient aux métacladomes (L'HARDY-HALOS, 1985) dont l'un des traits est l'existence d'une medulla parenchymateuse et d'un cortex assimilateur.

La comparaison du fonctionnement du point végétatif de Gracilaria avec cehi d'autres Thallophytes ou Cormophytes, montre des analogies frappantes. C'est le cas des Fucales, des Bryales et des Ptéridophytes leptosporangiées où l'histogenée végétative se réalise également par l'activité segmentaire d'une initiale apicale à deux ou trois tranchants.

ABSTRACT. — The edification of the frond of *Cracilaria vertucose* is performed by purplical tetrahedral cell Al. This initial cell produces, by oblique segmentation, three sub-apical cells, SAL, that give, by transverse sectioning, distil accondary apical cells, AIL, and provimal cells, AAL, which belong to the primary thread, that is called eptimary cladomes. Secondary apical cells produce thort secundary axis — called a secondary cladomes. These stays give rise to short retrary and quaternary threads — called certary and quaternary cladomes. These cladomes with limiting growth size called - piperolitical collar devices ( $\mathcal{M}$ -ABS) and  $\mathcal{M}$  and  $\mathcal{M}$  and  $\mathcal{M}$ -apical cells produce thort secondary cladomes are named microcladomes they are without limiting growth axis cells - piperolitical collar object of these cladomes – called metadomes ( $\mathcal{M}$ -ABS) + MALOS, 1985) — make the assimilatory cortex, whereas proximal cells make the mediulla.

Comparison between apical meristem of Gracilaria verrucosa and that of other plants as Fucales, Bryales and Ferns offer more conspicuous resemblances.

\* Université de Lille 1, Laboratoire d'Algologie et de Biologie Végétale marine, U.F.R. de Biologie, SN2, F - 59655 Villeneuve d'Ascq Cedex.



Fig. 1 : Vue frontale d'un sommet de jeune fronde.

Fig. 2 : Interprétation schématique de la figure 1 : les cellules de la figure 1 sont figurées en trait épais et estompées.

232

MOTS CLÉS : Morphogenèse, cladomothalle uniaxial nu, Gracilaria verrucosa, Gigartinales, Gracilariacées.

#### INTRODUCTION

L'étude de l'organisation de la fronde de Gracilaria vernicosa (Huiks): Papenfusa a fait l'objet de travaux dont les plus anciens rapportent l'existence soit d'une initiale apicale (XILLIAN, 1914; KVLIN, 1930) soit d'un méristème apical (PHILLIPS, 1925; SJOESTEDT, 1926). Ces observations conduisent leurs auteurs à admettre une structure de type uniasial («Zentraliadentypus» d'OLT-MANS, 1922) ou de type muliasial («Springbrunnentypus» du même auteur). (MADEFADD (1960) précise qu'il s'agit d'une structure uniasiale de type cladomien, et OLIVEIRA (1968) reconnaît la succession d'une structure de studie (sur halles jeunes) et d'une structure mitaisiale (sur les thalles adultes). BODARD et KLING (1979) ont mis en doute le caractère cladomien de la structure de la fronde de Gracilaria vernezora.

Le présent travail a pour but de suivre avec précision l'édification de la fronde de Gracilaria verrucosa, de comparer les résultats obtenus avec ceux des auteurs précédents, de proposer une interprétation de cette structure et de mettre en évidence les raisons des contradictions antérieures.

### MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel provient d'une souche préparée à partir d'un individu récolté à Audresselles (Pas-de-Calais) dans une cuvette ensablée du médiolittoral inférieur.

Des tétrasporophytes âgés de deux à cinq mois et issus d'une culture in vitro de carpospores subissent la double fixation glutaraldéhydique et osmique avant d'être deshydratés et montés dans la résine de SPURR (1969). La structure de l'apex des frondes est étudiée sur des coupes longitudinales et transversales sériées semi-fines, réalisées avec un ultramicrotome manuel LKB de Porter-Serval et coloriées à l'autr 26 (0,1 % dans l'exa distillée).

Sur cette figure et contes les subvantes, on Riz : A. = initiale appliale; Les nombres I, H. III, W. ... distificient respectivement le namaux plumitaire (= clobane primite) et les rameaux acconduires, tertaires et quaternaires que l'on peut aust appeler «microchalomes mass d'urdre H. [11, W. ..] 'midder A. 2, 3, ..., no, recuppond à l'ordre de segmentation successi et est de subvance de supellas A. (= hindue (1), (2), (3), ..., (n), indique les agginentations successi et est de subvance de supellas A. (= hindue (1), (2), (3), ..., (n), indique les agginentations successi et est de supellas A. (= hindue (1), (2), (3), ..., (n), indique les agginentations successi et est de successione de supellas A. (= hindue (1), (2), (3), ..., (n), indique les agginentations autores and et al. (= hindue (1), (2), (3), ..., (n), indique les agginentations autores and et al. (= hindue (1), (2), (3), ..., (n), indique les agginentations autores and et al. (= hindue (1), (2), (3), ..., (n), indique les agginentations autores and et al. (= hindue (1), (2), (3), ..., (n), indique les agginentations autores and et al. (= hindue (1), (2), (3), ..., (n), indique les agginentations autores and et al. (= hindue (1), (2), (3), ..., (n), indique les agginentations autores and et al. (= hindue (1), (2), (3), ..., (n), (3), ..., (3),

Figure 3 : Apex de jeune fronde en coupe longitudinale. CO : cortex; ME : medulla; pour les autres symboles se reporter à la légende générale de la figure 2.



Fig. 4a à 4f : Morphogenèse de la fronde : quelques stades de son diveloppement (schématisation). L'étape qui devrait être comprise entre les fig. 4e et 4f n'est pas représentée. Pour la représentation semischématique tridimensionelle d'une telle organisation, se treportera aux (ig. 5 à 9. Le futur plan de clivage des cellules est figuré par une ligne pointillée.

### RÉSULTATS

Le développement de la fronde est assuré par le fonctionnement d'une cellule apicale principale ou primaire A.I. (fig. 1, 3, 12) de symétrie axiale, ayant la forme d'une pyramide renversée à trois faces dont la base triangulaire constitue le pôle distal et dont le sommet se situe au pôle proximal.

Cette cellule en se divisant successivement sur ase trois faces latérales donne naissance aux segments ou cellules sous-apicales principales ou primaires SAI. (fig. 1, 2, 6) qui ont la forme d'un ménisque avec une face adaxiale concave et une face abaxiale convexe. A chaque division de l'apicale AJ : 1, 2, 3, ..., n, est ainsi mise en place une nouvelle cellule sous-apicale (ou segment) SAJ : 1, 2, 3, ..., n.

La cellule sousapitale primaire SA-11. en se recloisonnant périchmemet (fig. 4c, 6) donne naissance à une initiale batérile (apricale scondatri) A-111 vers l'intérieur du thalle et une cellule axiale AX.11 vers l'intérieur du thalle. La division oblique de tette cellule sousapier. Au construit SA-111 vers l'intérieur du thalle. La division oblique de tette cellule sousapier. Sub sousapier de secondaire SA-111 vers l'intérieur du thalle. SA-111 vers l'intérieur du thalle. SA-111 vers l'intérieur du thalle sousapier de scondaire SA-111 vers l'intérieur du côté davisi lu me sousapier. Sub sou dévolopment (fig. 4d. 9). La cellule SA-111 (1) (fig. 4d. 9) se divise périclimalement en donnant vers l'extérieur une cellule apiede tertaine AHI-11(1) et vers l'intérieur une cellule AX-111 (1) (fig. 4d. 9) se divise périclimalement en donnant vers l'extérieur une cellule apiede tertaine AHI-11(1) et vers l'intérieur une cellule AX-111 (2) (fig. 4d. 9). L'axe primaire en crossance comporte donc une initiale AAI-112(2) (fig. 4d. ). L'axe prisare consolarce donc une initiale AI-112(2) (fig. 4d. ). L'axe prisare consolarce donc une initiale AI-112(2) (fig. 4d. ). L'axe prisare en tertare donc une initiale AI-112(2) (fig. 4d. ). L'axe prisare consolarce donc une initiale AI-112(2) (fig. 4d. ). L'axe prisare en tercordes de l'agex (fig. 4d. ). L'axe prisare encordes de l'agex (fig. 4d. ). L'axe prisare encordes de l'agex (fig. 4d. ). L'axe prisare encordes de l'agex (fig. 4d. ).

Les divisions obliques successives des apicales A.II:1,2,...,n suivies par les cloisonnements périclines des cellules sous-apicales SA.II:1,2,...,n, mettent en place au niveau de chaque segment SA.II:2,...,nu nu ace court comptant en plus de l'apicale A.II et de la sous-apicale SA.II, une succession de cellules aviales secondaires AXII (fig. 4f). Cet ave court constitue en introcladome II des régions segmentaires du halle de la jeune fronde (fig. 12, 13).

Les divisions obliques successives des apicales A.I. , uivies par les cloisonnements périclines des cellules sous-apicales SA.III conduiront de la méme façon à la construction des microcladomes III (fig. 4f. 9). L'activité segmentogène des apicales A.IV engendrers de la même manière les microcladomes IV (fig. 4f. à droite).

Les initiales lacérales successives et leurs cellules axiales respectives constituent autant de microrameaux dont les cellules les plus dustales (cellules apicales et sous-apicales) forment le cortex assimilateur (lg, 3: CO) tandis que les cellules proximales (cellules axiales) édifient la medulla (lig, 3: ME).

L'édification de la fronde telle qu'elle vient d'être décrite, est interprétée dans le cadre des structures cladomiennes uniaxlales à ramification monopodiale. La cellule apicale primaire A.I construit un monopode : le filament primaire de la



Fig. 5 à 9 : Morphogenèse de la fronde : illustration semi-schématique dans l'espace, des premières étapes du développement. Le plan P de la figure 5 est celui dans lequel s'opère les partitions cellulaires de la figure 4. Les synapses sont figurées par les traits épais. Les lignes pointillées ont la même signification que sur les figures 4a à 4. fronde (fig. 4f, 11). Les segments axiaux de ce filament primaire long (= axe du cladome primaire) (fig. 11:1) portent les segments axiaux des filaments secondaires courts (= axes des cladomes secondaires courts) (fig. 11:11). De la même mairier, les segments axiaux des filaments secondaires sont à l'origine d'axes de cladomes tertiaires courts (fig. 11:11), dont les segments axiaux sont euxmêmes porteurs de cladomes quaternaires réduits (fig. 11:1V).

Les cladomes secondaires, tertiaires et quaternaires de faible développement sont qualifiés (ci de microchadomes. Tous ces cladomes sont nus, puisque dépourvus de pleuridies. Ils s'insérent autour de l'axe principal selon un trajet hélicomère sénestre d'indice phyllotaxique égal à 1/3 (fig. 2, flèche).

## DISCUSSION - CONCLUSION

## A - Édification de la fronde

La fronde de Gracilaria servacoas résulte du fonctionnement d'une cellule initiale apicale unique, de forme tétraédrique et de symérie assiale; elle initie un filament asial qui est un axe de cladome primaire. Les cellules sousapicales successive engendrent, en ordre hélicomère sénestre, des initiales secondaires, qui sont à l'ongine des filaments courrs, que nous pensons devoir considérer non comme des pleuridies mais comme des axes de microcludomes laéraux. Toutemassive du challe ne permet pas de décider expérimentalement quelle est la nature exacte de ces formations latérales.



Fig. 10 : Cladomogenèse chez Gigartina (interprétation schématique d'un destin de DION, 1979). Les cloisonnements obliques et transversaux construisent des ramants monopodiaux paeudodichotomes, parallellement à l'axo de symétrie de la fonde (symétrie axiale)diaux paeudodichotomes.

Fig. 11 : Cladomogenése chez Gracilaria i une initiale apicale primaire I construit l'axé de cladome I sur lequel prennent naissance les ramifications pseudodichotomes d'ordre II. III. IV...

La description que nous faisons de l'architecture de la fronde de Gracilaria s'accorde bien, en ce qui concerne la présence d'une cellule apicale tétraédrique



## L'APEX DE LA FRONDE DE GRACILARIA VERRUCOSA

et la nature uniaxiale des frondes, avec celles de KILLIAN (1914), KYLIN (1930) et plus récemment celle de CHADEFAUD (1960). Tous les aureurs cogendant ne sont pas d'accord sur l'existence d'une cellule apicale unique. C'est le cas notamment de PHILLIPS (1925) et de SJOESTEDT (1926) pour lesquels la fronde s'édifie grâce à un méristem apical OLIVEIRA (1968), tout en reconnaissant l'existence d'une cellule apicale téraédrique, confirme partiellement les vues de PHILLIPS (1925) et de SJOESTEDT (1926) mais en les précisant : d'après lui, la structure uniaxiale n'existe que chez les stades juvimiles et disparaît dans les thalles adultes où elle est prise en relais par un méristeme apical pluricellulaire. La coexistence au sein d'une même espèce, des stractures uni et multiaxiale, n'a rien d'étonname puisqu'élle est déjà connue fuez divers que tres genne tels que Veeksia (NORRIS, 1971) et Halymenia (VAN DEN HOEK et CORTEL-BREEMAN, 1970), mais, à notre avis ce n'est pas le

En fait, l'apex de la fronde de Gracilaria peut offrir le même aspect (fig. 12) que celui de bien des espèces à structure multitaxiale, telles que Solieria. Mais cet aspect en pet de fontaine chez Gracilaria trouve deux explications : il peut résulter d'abord de l'obliquité prononcée des cloisonnements successifs de la cellule apricale, obliquité qui a pour effet de trapprocher les minitales latérales en dome: il peut résulter aussi du fait que les initiales latérales on tune activité mitotique plus intenses que la collule apricale primaire, ce qui a pour éfet de lo mation d'un faisceau d'axes, comportant l'axe principal et les axes latéraux les plus proches de lui (fig. 12).

Les avis sont partagés également sur la forme de la cellule apicale. KILLIAN (1914) et KYLIN (1930) la décrivent comme une cellule à trois tranchants. Une telle cellule, observée par le pôle, a l'aspect d'un triangle. OLIVEIRA (1968) décrit des cellules apicales en forme de cône renversé, à base circulaire ou subcirculaire.

CHADEFAUD (1960) interprète la fronde de Grarilaria comme un cladome uniaxial tristique d'hélicomérie sénestre, dont le cortex est constitué par des callules pleurdiannes. La description que nous faisons, ne met pas en cause le caractère uniaxial hélicomère; par contre. elle s'éloigne de la notion du cladome classique dont fait usage l'auteur, essentiellement par l'absence de pleuridies. En effet, les segments 1, 2, 3 produits par l'initiale – description de CHADE-

- Fig. 13: Jeune fronde en coupe transversale dans une région proche de l'apex montrant la cellule apicale A.II et les cellules axiales AX.II d'un microcladome II qui s'insère sur une cellule axiale AX.J du cladome I.
- Fig. 14 : Fronde en coupe transversale montrant l'accroissement concentrique du nombre de rangées des cellules carricales. Habituellement, on observe une seule rangée de cellules corticantes dans l'exemple présent, is ser de 3 à 4. CO: cortex pluristratifié, ME: medulla.

239

Fig. 12 : Jeune fronde de Cracilaria en coupe longitudinale : les initiales acondaires A.II et tertiaires A.III ont une taille et une activité équivalentes à celles de l'initiale principale A.I. ce qui donne à l'apar l'apparence d'une structure multiasale.



- Fig. 15 : Schématisation de l'apex de fronde de Fucus sp. (d'après CHADEFAUD, 1960 et PELLEGRINI, 1978). A : cellule apicale. α : cellule axiale. π i initiale pleuridienne.
- Fig. 16 et 17 : Apex de fronde de Cystoseira mediterranea (d'après KABBARA, 1978). Fig. 16 : vue frontale. Fig. 17 : coupe longitudinale axiale. A : cellule apicale. DA : initiale latérale. PM : proméristême.
- Fig. 15. Le point ségniaril chez Fontmairs sp. schématistich d'après BERTHIER (1972) (compare aux cles Big. 4: à 4). A : initiale apriace (= A.1, fig. 4). IE : initiale actence (= A.112; fig. 4d). IC : initiale centrale (= AXJ), IP? initiale foliaire primaire (= A.112; fig. 4). IF : apriate (foliaire primaire (= A.112; fig. 4), iF : solubaceneur (= A.112; fig. 4). IC : apriate (foliaire proprement) duré (= A.112; fig. 4), iF : solubaceneur A.111; fig. 4), iF : apriate (foliaire primaire (= A.112; fig. 4), iF : solubaceneur A.111; fig. 4), et al. (article and the foliaire primaire (= A.112; fig. 4), iF : apriate (= A.112; fig
- Fig. 19 : Le point végétatif chez Metsgeria sp. :schématisation d'après EERTHIER (1972). S1, S2, S3 : segments. A : apicale. CO : cortex. ME : medulla. IE, IC : même signification qu'à la fig. 18.
- Fig. 20, 21 : La phyllotaxie chez Gracilaria : les rameaux végétatifs (@) et les cystocarpes (o) s'insèrent sur l'axe (@) en ordre tétrastique. FII : fronde secondaire. FIII : fronde tertiaire.

FAUD (1960) – au lieu de donner naissance à des pleuridies, engendrent des microcladomes dépouvous de pleuridies – microcladomes nus –. Ces microcla domes de les ordre, engendent des microcladomes de 2ème ordre et ainsi de suite. Ainsi, l'organisation de la fronde de Gracilaria est elle celle d'un cladomothalle unixais lhéicomère nu.

La notion de «microcladome nu» est en accord avec certaines observations: (BOPARD et KLING, 1979) qui montrent l'aptitude des frondes décapitées à régénére de nouvelles frondes à la périphérie des accitons distales. Cette propriété, que nous attribuons aux initiales des microcladomes non lésis par le traitement chiurgical, est vraisemblablement auxis clele qui conduit, sur une fronde primaire, à l'édification des frondes secondaires et tertiaires. Un tel comporte aques rouges, notamment chez les Délessériacées du genre Branchioghossum (BODARD, 1971). Dans ce cas, les cladomes secondaires naissent sur la frange des chadomes perimaires.

Une autre preuve de la capacité des cellules corticales de Gracilatia à poursuivre leurs divisions est apportée par l'existence, dans les régions ägées du thalle (fig. 14), de zones concentriques de croissance (THURET et BORNET, 1878; SJOESTEDT, 1926).

## B - Essai d'interprétation phylogénétique

L'originalité d'organisation et de fonctionnement du point végétatif de la fronde de Gracilaria peut être montrée par comparaison avec d'autres Thallophytes chlorophylliens (Gigartinales et Fucales) mais également avec des groupes plus évolués comme les Bryophytes et les Ptéridophytes.

La cladomogenèse de Gracileria montre à la fois des similitudes et de différences avec celle des autres Gigattinales. Chez Gigartina stellara (DION, 1979), les cloisonnements obliques et tranversaux des cellules apicales constituent aussi l'essentici de la cladomogenèse. Comme chez Gracileria, ils donnent naissance à des ramifications microcladomiennes pseudodichotomes qui sont dépouvues de pleuridies. Cependant, la différence essentielle entre les deux sypes de thalles (fig. 10 et 11) tien au fait que chez Gigartina stellard 'activité ramàle résulte du fonctionnement d'initiales primaires multiples (= structure multixaile) Jose que chez Gracilaria, ce phénomène nes emanifeste que sur un ave (structure uni saile). Ces cladomothalles uns, er plus particulièrement celui de Gracilaria l'astent comparer aux brachycladomes des Céramiles (L'HARDY-HALOS, 1965; ARDRE, 1967; BODARD et GODIN, 1976).

Des analogies frappantes se manifestent lorsqu'on compare le point végétatit de Grazilaria à celuit des Fucales. Chez Fucares yn, par exemple. Védification de la fronde est assurée par une cellule pyramidale tronquée, dont la plus grande base est insérée dans la profondeur du thalle. Cette cellule se colosionne sur ses quatre faces et donne naissance à quatre dérivées apicales secondaires de nature pleuridienne (fig. 15) (CHADEFAUD, 1960. PELLEGRINI, 1978). Cos dérivées s'appuient sur la cellule assile issue d'une division transversale de la cellule apicale et construisent, comme chez Cystoreira (fig. 16), par des divisions périclines et anticlines. le cortex méristodermique. M, et le proméristème PM. Les cellules du proméristème et les cellules axiales sont à l'origine d'une medulla de nature polystique qui constitue le télome axial (CHADEFAUD, 1952).

Chez. Cystoseira mediterranea (KABBARA, 1978; PELLEGRINI, 1978). Pinitiale apicale engendre, grâce à ses trois faces verticales actives (fig. 16 et 17), un cycle de trois cellules initiales secondaires qui édifient le cortex.

Comme celle des Fucules, l'initiale apicale singulière de la fronde de Gracilaria donne naissance à des segments — les initiales secondaires A.II (fig. 3) —, qui sont homologues des dérivées DA de PELLEGRINI (1978) et de KABBARA (1978) (fig. 17). Ils construisent les microcladomes dont la région distale s'organise en cottex et dont la région proximale forme la medulla. Mais les homologies s'arrêtent là, car le cortex des Fucales, qui est de nature méristodermique, est le siège d'une multiplication cellulaire diffuse. Chece Gracílaria, qui est dépourvo de méristoderme et de promériseme. les divisions intercalaires font défaut.

Un autre point qui mérite discussion est la relation existant entre la phyllotaxie et le type de fonctionnement de l'initiale apicale. Chez les Fucales, si l'on excepte Cystoseira fimbriata (GROS. 1978). cette relation est généralement étroite. Ainsi, les Fucales, dont l'apex est occupé par une initiale à quatre faces. présentent une phyllotaxie distique tandis que celles dont l'initiale est à trois faces offrent une phyllotaxie tristique.

Pour rechercher l'existence chez Couclairá d'une telle relation, nous avons analysé l'ordonnance phyllotxaique des frondes d'ordres successifs chez un individu gamétophytique femelle (fig. 20, 21). On observe une cladomotasie généralement rétrastique. Loreque l'on tente d'inscrite les points d'insertion des frondes sur une ou plusieurs hélices dextres ou sénestres, on note que cela ast impossible. D'autre part, chez les frondes fertiles, les cystocarpes se substituent aux les mêmes orthostiques, aux rameaux végétatifs (fig. 21). L'ordre cladomotastique des frondes de Gracilarie est donc indépendant de la tristichie imposée par la segmentation alternative de la cellule enclade sur ses trois faces. On peur interpréter cela comme une relative autonomie – à la différence des Fucales – de l'ordre phylotastique des frondes via-sits du mode de segmentation de la cellule apicale. La mem situation existe chez les fongéres du genre Marsilee (SOSSOUNT20V, 1975-76). et *Phyllins* (VINDT-BALCUREIE, 1971) où la cellule apicale à trois faces engendre une tigs sur laquelle les feuilles s'insérent en ordre distipue (SOSSOUNT20V, 1975-76).

L'histogenèse végétative des Bryophytes se réalise par l'activité d'une initiale apicale tétrédeique de symérite axiale. Ches *Pontinulis* ys. (LEITGEB, 1568), elle se cloisonne obliquement sur ses trois faces et découpe des initiales secondaires de symétrie dorsiventrale qui s'ordonnent en une succession hélicomère tristiques. BONNOT (1967) au montré que cette ordonnance ressortisait à la polarité particulière de la cellule apicale : la «polarité modelante». Chaque initiale secondaire isole, par une cloison péricilne, une initiale phylidileinne ou foliaire adaxiale LE et une celhule axiale IC. Une nouvelle segmentation de l'initiale foliaire E la mitie acroscopiament le limbé foliaire et Basiscopiament une cellule axillaire totipotente en tranche d'orange, qui donne soit une aisselle vide soit un «bourgeon hétéroaxillaire» (BERTHIER, 1972).

Chez Metzgeria furcata (BERTHIER, 1972) (fig. 19), la cellule apicale à deux faces actives engendre respectivement les segments S1 et S2 que l'auteur décrit chez Fontimilis.

Les similitudes ne manquent pas entre la structure du point végistari de Gracilaria et celles de Fontinalis et Metzgeria. Qu'il suffise de comparer l'initiales escondare de Gracilaria (fig. 4 e : A.11:2(1)) avec les initiales IE de Fontinalis (fig. 18, IE) et de Metzgeria (fig. 19, IE des segments SI et S2). De même, la cellule axiale de Gracilaria (fig. 4d. AXI-2) est à comparer avec la cellule axiale de Fontinalis (fig. 18, IC). Ce qui chez Fontinalis (cellule foitaire IE) est à l'origine de la feuille, donne naissance chez Gracilaria, au microcladome. Ce qui chez Fontinalis (cellule axiale IC) est à l'origine du « sparenchyme» axial, engendre chez Gracilaria (fig. 4d. : AX:1:2) la medulla (fig. 3 : ME; fig. 4 : AX.1).

Ainsi, ce qui chez les Bryales donne naissance au cormus cellulaire - le gamétophyte feuillé - initie chez Gracilaria une caulidie. De fait, la tige feuillée des Bryophytes est «organisée comme les cladomes transformés en caulidies qui forment les challes, par exemple, des Floridées des genres Gastroclonium et Gracilaria. Son sommet est pareillement occupé par une cellule initiale cunéiforme ou tétraédrique génératrice de deux ou trois rangées longitudinales (droites ou hélicoïdales) de segments, d'abord unicellulaires» (CHADEFAUD, 1968). Une telle similitude n'est pas sans poser des problèmes comme celui de l'origine pleuridienne ou cladomienne de la feuille des Bryophytes. On devrait cependant pouvoir considérer le cormus feuillé des Bryophytes (BERTHIER, 1986, comm. pers.) comme dérivé d'une organisation de type «Gracilaria». En premier lieu, cela correspond bien à la nature uniaxiale haplostique du filament des Mousses, filament qui aurait pu donner naissance par métamorphose «caulogène» monopodiale au cormus des premiers Archégoniates (BERTHIER, 1969). Il y aurait alors au moins convergence morphologique entre «cladomothalle» des auteurs et le cormus feuillé : le microcladorne A.II initierait, chez les Mousses, une apicale latérale A.III longtemps inhibée (fig. 18 : IGP) avant de se transformer en pleuridie végétative (feuille) ou reproductrice (gamétange). L'initiale foliaire primaire (fig. 18 : IFP) contribuerait au cortex du cormus par la formation du soubassement foliaire «sF» à l'aide de segments qu'un algologue appellerait SA.II (fig. 4e et 4f). Enfin l'innovation des Mousses serait d'avoir transformé les cellules axiales AX.1 des Algues en initiales des tissus conducteurs centraux caractéristiques des premiers Archégoniates (fig. 18 : IC, et HÉBANT, 1977, fig. 69).

La comparaison peut être étendue aux Ptéridophytes leptosporangiées chez qui la rige est érigée par le fonctionnement d'une cellule initiale tétradérique Chez Trichomanes sp. (HEBANT-MAURI, 1973) la cellule apicale tétradérique émet selon un trajet hélicomère tristique, des segments S<sub>1</sub>, S<sub>2</sub>, S<sub>3</sub>, ...S<sub>6</sub>, (HE BANT'MAURI, 1973, fig. B, p. 500) qui sersient équivalents aux segments SA des auteurs. Le segment le plus récent. S<sub>1</sub>, is siole par une cloison péricline une cellule distale, qui est à l'origine des cellules prismatiques et qui est à rapprocher de l'initiale A.II.2 (fig. 4d), et une cellule proximale, destinée à constituer le procambium, que l'on peut comparer à la cellule axiale primaire AX.1.2 (fig. 4d). Par ailleurs, les sinitiales de fœilles et les sinitiales de bourgeon axilliàres de Trichomanes (HEBANT-MAURI, op. ci.) montret respectivement des similitudes avec les microcladomes II et les microcladomes III du point végétatif de Gracilaria. Les comparaisons s'arrêtent évidemment là, puisque chez les fougiers leptosporangiées les dérivées segmentaires issues de l'activité initiatrice d'une cellule apicale térrédérique construisent une tige vascularisée supportant pareillement des fœilles vascularisées et non pas une cavilité.

Néanmoins, le point végétatif de la fronde de Gracilaria, qui se caractérise par l'existence d'une cellule apicale primaire unique offrant l'aspect d'une pyramide renversée, montre une structure qui, dans la classification des méristèmes apicaux de WARDLAW (1968), se rapproche fort de celle des Ptérydophytes.

La description un peu mécaniste mais nécessaire que nous venons de faire de l'édification de la fonde de Gracell*ui* a verrucosa montre le rôle initiateur et organisateur de la cellule apicale tétraédrique, qui par segmentation latérale produit les initiales secondaires; celles-ci édifient la fronde en donnant naissance au cortex et à la medulla.

De par l'organisation particulière du point végétatif de sa fronde, Gracilaria verrucosa préfigure de près ou de loin celle des végétaux plus évolués que sont les Bryophytes et les Ptéridophytes.

Il reste à présent à vérifier la justese de l'interprétation que nous donnoss de l'architecture de la fronde de Graciliaria vernucosa, notamment en ce qui concenne l'absence du système pleuridien, par l'étude de la ifornation et de la disposition précise des organes reproducteurs ainsi que des cellules pilifères. Par ail leurs, des investigations structurales à l'étochel cellulaire paraissent nécessaires pour connaître et comprendre les phénomènes de différenciation cellulaire qui accompagnent l'activité segmentogène de l'initiale primaire et des initiales secondaires.

## REMERCIEMENTS

(Nous exprimons notre plus vwe gratitude à Madame L'HARDY-HALOS (Maître de Recherche au C.N.K.S.), qui nous à fait bénficier amplement de sa compriènce et de ses consels dans la rédaction et la mise au point de manuscrit; à Monsieur FERTHER (Profeseur) qui nous aide grandement par ess connaissances bryologiques dans l'analyse comparée des points végitaits de *Gracilaris* et des Bryophytes, et à Monsieur PELLEGRUN (Professur), pour la lacture critique du manuscrit et les saugestions pour son amélioration. Nos remerciements s'adressent également à Mademoiselle M. DELECOURT et à Madame C. BERTRANCOURT pour leur excellent travaid de dextyolographie.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARDRÉ F., 1967 Nouvelles remarques sur la structure des Pterosiphonia (Rhodomélacées, Céramiales) et leur rapports systématiques avec les Polysiphonia. Compt. Rend. Hebd. Séences Acad. Sci. 264 : 21292-2195.
- BERTHIER J., 1969 Relations entre monopode et dichotomie chez les Archégoniates. Commt. Rend. 94ème Congr. Soc. Suv. Pau, sect. Sc. III : 33-46.
- BERTHIER J., 1972 Recherches sur la structure et le développement de l'apex du gamétophyte feuillé des Mousses. Rev. Bryol. Lichénol. 38 : 421-551.
- BODARD M., 1971 Sur un genre nouveau de Délessériacées : Pseudobranchioglotsum senegalense, algue de l'infralitional sénégalais. Ball. Inst. Franç. Afrique Noire 23 (1) : 20-31.
- BODARD M. et GODIN J., 1976 Éléments de morphogenèse des algues rouges. I Les Laurencia - une construction originale des cladothalles parenchymateux. Phycologia 15 : 263:274.
- BODARD M. et KLING R., 1979 Gracilaria verrucosa : un cladome ? Rev. Algol. n. s. 14 (1):63-83.
- BONNOT E.J., 1967 Sur la structure de l'apex du gamétophyte feuillé de la mousse Anomodon viticulosus (L.) Hook. et Tayl. Bull. Soc. Bot. France 114 : 4-11.
- CHADEFAUD M., 1952 La leçon des algues. Coll. Int. C.N.R.S. «Evolution et Phylogenèse chez les Végétaux». Ann. Biol. 7 (28): 9-25.
- CHADEFAUD M., 1960 Les végétaux non vasculaires : Gryptogamie. In: CHADEFAUD M. et EMBERGER L., Traité de Botanique systématique. Paris. Masson, Vol. I, xv + 1018 p.
- CHADEFAUD M., 1968 La morphologie des Végétaux inférieurs : données fondamentales et problèmes, Soc. Bot. France, Mém., 115 (541.)
- DION P., 1979 Étude biologique de Gigartina stellata et de l'etrocelis cruenta (Rhodophycées, Gigartinales). Thèse de 3ème cycle, Paris VI, 80 p.
- GROS C., 1978 Le genre Cystoseira sur la côte des Albères : Répartition, Écologie, Morphogenèse. Thèse de 3ème Cycle, Paris VI, 115 p.
- HÉBANT-MAURI R., 1973 Fonctionnement apical et ramification chez quelques Fougèrés du genre Trichomanes (Hyménophyllacées). Adansonia ser. 2, 13 (4): 495-526.
- HEBANT C., 1977 The conducting tissues of Bryophytes: Vaduz, Cramer, 157 p.
- KABBARA O., 1978 Recherches sur la structure et le fonctionnement de l'apex végétatif dans le genre Cystoseira (Phéophycées-Fucales). Thèse de 3ème Cycle, Paris VI, 76 p.
- KILLIAN C., 1914 Ueber die Entwickelung einiger Florideen, Z. Bot. 6 : 209-278.
- KYLIN H., 1930 Ueber die Entwicklungsgeschichte der Florideen. Lunds Univ. Arsskr. N.F. 26 (6): 1-104.
- LEITGEB H., 1868 Wachstum des Stammchens von Fontinalis. Sitzungsber. Kaiserl. Akad. Wiss. Math. Naturwiss. Cl. 57 (1): 308-342.
- L'HARDY-HALOS M.T., 1966 Remarques sur la morphologie des Céramiales : la notion de brachycladome, Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 262:54-67.
- L'HARDY-HALOS M.T., 1985 «Thalle», In : Encyclopedia Universalis, 2e éd., 15 : 1043-1047.
- NORRIS R.E., 1971 Development of the foliose thallus of Weeksia fryeana (Rhodophyceae). Phycologia 10: 205-213.

OLIVEIRA J.C., 1968 – Recherches sur le développement et les organes reproducteurs des Gracilaria de la Manche. Thèse de 3ème Cycle, Fac. Sci. Paris, 49 p.

OLTMANNS F., 1922 - Morphologie und Biologie der Algen. Fischer, Iena, I, II, III, 558 p.

- PELLEGRINI L., 1978 Ultrastructure et différenciation des cellules du méristème végétatif de la Cystoseira stricta (Phéophycées, Fucales). Thèse Doctorat d'État, Aix-Marseille II, 191 p., 81 pl.
- PHILLIPS R.W., 1925 On the origin of the cystocarp in the genus Gracilaria. Ann. Bot. (London) 39: 787-803.

SJOESTEDT L.G., 1926 - Floridean studies. Lunds Univ. Arsskr. N.F., H, 22 (2) : 1-95.

- SOSSOUNTZOV L., 1975-76 Infrastructure comparée de l'apex de bourgeons en activité et de bourgeons au repos chez une Fougère : Marsilea drummondii A. Br. La Cellule 71 : 275-307.
- SPURR A.R., 1969 A low-viscosity epuxy resin embedding medium for electron microscopy. J. Ultrastruct. Res. 26 : 41-43.
- THURBT G. et BORNET E., 1878 Études phycologiques Analyses d'algues marines. Paris, Masson, 105 p.
- VAN DEN HOEK C. and CORTEL-BREEMAN A.M., 1970 Life history on Rhodophyceae. II - Halymenia floresia (Clem.) Ag. Acta Bot. Neerl. 19 (314-362).
- VINDT-BALGUERJE E., 1971 Organisation de l'apex du jeune sporophyte de «Phyllitis sclapendrium» (L.) Newman, Botaniste 54 : 363-375.
- WARDLAW C.W., 1968 Morphogenesis in plants. A contemporary study. London, Methuen Co LTD, 451 p.